LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DE L' *ACROCHAETIUM SECUNDATUM* (RHODOPHYCEAE, ACROCHAETIALES)

M.H. ABDEL-RAHMAN et C. BIDOUX

Laboratoire de Biologie végétale marine,
Université Pierre et Marie Curie (Paris VI),
7 quai Saint-Bernard, 75252 Paris Cedex 05, France.

RÉSUMÉ - Le cycle de développement de l' *Acrochaetium secundatum* (Lyngbye) Naegeli a été obtenu en culture. Ce cycle est trigénétique et comprend deux générations libres à structure de nématothalle hétérotriche: un tétrasporophyte à base discoïde monostromatique et un gamétophyte mono- ou dioïque à base unicellulaire.

ABSTRACT - The complete life history of *Acrochaetium secundatum* (Lyngbye) Naegeli has been obtained in culture. This cycle is trigenetic and comprises two nematothallian heterotrichous free living generations: a tetrasporophyte with a monostomatic basal disc and a gametophyte with a single basal cell.

MOTS CLÉS : cycle de développement, culture, Rhodophycées, Acrochaetiales, *Acrochaetium*.

INTRODUCTION

Acrochaetium secundatum (Lyngbye) Naegeli a été décrit par Lyngbye (1819 p.129, pl. 41, fig. B 4-6) sous le nom de *Callithamnion daviesii β secundatum*. L'identité de cette algue a été le sujet d'une controverse entre spécialistes; certains ont en effet considéré qu'elle constitue une espèce distincte de l' *Acrochaetium virgulatum* (Harvey) Bornet qui lui ressemble beaucoup, alors que d'autres ont proposé au contraire de les confondre (voir à ce propos Rosenvinge, 1909; Hamel, 1928; Kylin, 1944; Feldmann, 1954; Woelkerling, 1973; Dixon & Irvine, 1977; Kornmann & Sahling, 1977; Stegenga & Mol, 1980).

Cette espèce n'était, jusqu'à ce jour, connue que par des tétrasporophytes porteurs de monosporocystes et parfois de tétrasporocystes. Disposant d'une souche unialgale, il devenait intéressant d'en suivre le cycle de développement en culture, en espérant apporter un peu de clarté dans ce problème taxonomique.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel qui a fait l'objet de ce travail dérive de la souche n° 660 conservée au laboratoire de Biologie végétale marine. Celle-ci a été préparée en octobre 1986 à partir de monospores issues d'un fragment de thalle vivant en épiphyte sur un exemplaire de *Ceramium rubrum* (Hudson) C. Ag. récolté dans le chenal de l'Ile Verte devant Roscoff (Finistère); elle est due à M. le Professeur F. Magne.

Pour les cultures expérimentales et la maintenance de la souche, on a employé le milieu ES de Provasoli (1968) modifié, dit "maigre", obtenu en réduisant au dixième les teneurs en phosphate et nitrate de la formule originale (cf. Magne, 1986). Les récipients de culture (des piluliers cylindriques en verre de 15ml à cape plastique et des boites à tare de 80ml) ont été soumis à un éclairement fourni par des tubes fluorescents (Mazda, type "blanc industrie") d'une énergie de 5 à 50 $\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$, selon des photopériodes de jour long (JL), de jour moyen (JM), de jour court (JC) ou de jour très court (JTC), c'est-à-dire comportant respectivement 16, 12, 8 et 5h d'éclairement par jour, et à des températures de 10, 12, 14 et 16 $\pm$ 1°C.

Les résultats ont été appréciés par examen des sujets *in vivo* sous le microscope.

RÉSULTATS

I. Le matériel sauvage

L'observation du matériel sauvage d' *Acrochaetium secundatum* a été effectué sur les plantes mêmes du lot dont l'une a servi à préparer la souche n° 660.

Cette algue (Figure 3, A et B) forme de petites touffes épiphytes, hautes de (0,1)0,3 à 1,5mm. Elle est fixée par un disque basal monostromatique composé de 3 à 5 cellules (rarement plus), émettant de 1 à 4(5) filaments dressés ramifiés. Les rameaux latéraux, assez nombreux, sont composés de 1 à 10 cellules; ils sont alternes ou seconds. Les cellules sont allongées, de 8 à 10(12)μm de diamètre pour 25 à 30(40)μm de long; chacune contient un plaste axial (rarement pariétal) de forme étoilée (ou parfois à bord irrégulièrement découpé) et toujours pourvu d'un pyrénoïde central. Ce plaste est le plus souvent placé dans le tiers supérieur de la cellule. Des poils hyalins, terminaux ou latéraux, ont été observés.

Les monosporocystes (10-15 x 15-20μm) et les tétrasporocystes à division cruciée (10-15 x 15-25μm) sont ovoïdes ou sphériques; les premiers sont beau-

---

Fig. 1 - *Acrochaetium secundatum* (tétrasporophytes) en culture. - A à C: tétrasporophytes obtenus à partir de monospores de la souche sauvage. - D à G: différents exemples d'individus fertiles de petite taille portant des tétrasporocystes (D à F) et des monosporocystes (G). - H et I: deux exemples d'individus fertiles de grande taille portant des tétrasporocystes et des monosporocystes.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

coup plus fréquents que les seconds. Les uns et les autres sont sessiles ou portés par de courts ramules de 1 à 2 cellules, et répartis irrégulièrement aussi bien sur les filaments dressés principaux que sur les rameaux latéraux.

II. Développement obtenu à partir de la souche n° 660

a) Développement des tétrasporophytes

La souche n° 660, issue de monospores de tétrasporophyte, est elle-même constituée de matériel tétrasporophytique. Cette souche a été entretenue (durant octobre-novembre 1986) en conditions de lumière naturelle atténuée à la température de 12 ± 1°C, où elle produit des monospores en abondance. Les individus qui naissent de ces dernières sont très comparables aux échantillons de la nature; ce sont des nématothalles hétérotriches composés d'une partie prostrée en forme de disque de 3 à 5 cellules et d'une partie dressée représentée par un ou deux (rarement trois) filaments.

Les individus ainsi produits en nombre considérable ont été placés, par lots (dès décembre 1986), dans les conditions suivantes: température de 10 à 16°C, éclairement de 5 à 50μE m^{-2} s^{-1} et photopériode de JL, JM, JC et JTC.

Dans toutes les conditions expérimentales employées, ces individus ont continué à produire des monospores, mais les individus nés de celles-ci ont été de taille et de forme variables selon les conditions de photopériode. Ainsi, en conditions de JL et JM (sous des éclairements de 5 à 50μE m^{-2} s^{1} et à des températures de 10 à 16°C) la plupart des individus sont ramifiés et de grande taille: 0,3 à 1,5mm de haut. En revanche, en conditions JC et JTC (sous éclairement de 5 à 50μE m^{-2} s^{-1} et températures de 10 à 16°C) la plupart des individus sont très peu ou non ramifiés et de petite taille: 50 à 150μm de haut. Quelles que soient les conditions de culture, les cellules de tous les individus ont de 11 à 14(19)μm de long sur 7 à 8(9)μm de diamètre.

Les individus, quelles que soient leur taille et leur forme, portent des monosporocystes dans toutes les conditions utilisées de température, d'éclairement et de photopériode (Figures 1 et 3, C-G). Les monosporocystes, de 11(13) x 14(16)μm, sont sessiles ou se forment le plus souvent à l'extrémité d'un rameau d'une ou deux cellules courtes porté par un article quelconque des filaments dressés.

Fig. 2 - *Acrochaetium secundatum* (gamétophytes et carposporophytes) en culture. - A et B: stades de la germination de tétraspores. - C: individu végétatif. - D et E: deux individus portant des monosporocystes. - F: individu végétatif portant un poil. - G à L: gamétophytes femelles dont la cellule basale émet un (G), deux (I, K et L) ou trois (J) filaments dressés portant des carpogones et aussi des monosporocystes (H, J et K) et des poils (L). - M à Q: gamétophytes mâles dont la cellule basale émet un (M et P), deux (N et O) ou trois (Q) filaments dressés portant des spermatocystes et aussi des monosporocystes. - R: individu bisexué portant spermatocystes et carpogone. - S et T: deux individus femelles portant des carpogones, des monosporocystes et des carposporophytes.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Par contre, les tétrasporocystes, de 12(16) x 14(17)μm, à division cruciée, n'ont été observés qu'après 10 jours en conditions de JTC (sous éclairement de 50$\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$ et température de 12°C) sur des individus de petite et de grande taille (Figures 1 et 3, C-G). Ces organes sont le plus souvent sessiles et isolés, mais aussi parfois groupés par deux sur un ramule unicellulaire; ils sont répartis sur les filaments dressés de manière semblable aux monosporocystes.

b) Développement des gamétophytes

Des individus portant des tétrasporocystes ont été isolés et mis en culture dans toutes les conditions disponibles. Toujours les tétraspores sont parvenues à maturité et ont été libérées; lors de leur germination, elles ne se vident jamais de leur contenu (Figure 2 et 4). Dans toutes les conditions employées, elles donnent naissance à des individus qui, d'une part portent des monosporocystes ovales de 10 x 12μm, mais aussi forment des organes sexués après 4 semaines en conditions de JC (sous éclairements de 10 à 20 $\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$ et température de 10°C); ce sont donc des gamétophytes.

Les gamétophytes (Figures 2 et 4) sont constitués d'une cellule basale ovale ou sphérique de 9-10(11) x 10-12(13)μm qui émet un ou deux (rarement trois à cinq) filaments dressés. Les filaments dressés sont courts et constitués de 2 à 5 cellules (rarement plus); ils sont soit simples soit porteurs de courts ramules irrégulièrement disposés et formés de deux cellules (parfois plus). Les cellules sont cylindriques, de 6 à 7μm de diamètre et de 9 à 11μm de long. Des poils hyalins (jusqu'à 120μm de long) terminaux ou latéraux ont été observés (Figure 2).

Les gamétophytes sont le plus souvent dioïques. Les carpogones, pourvus de plastes bien colorés (Figure 2, G à K), sont ovales ou lagéniformes (6 x 10μm) et surmontés d'un trichogyne de longueur variant de 16 à 60μm. Ils sont sessiles ou pédicellés, placés latéralement ou parfois terminaux, sur les filaments dressés.

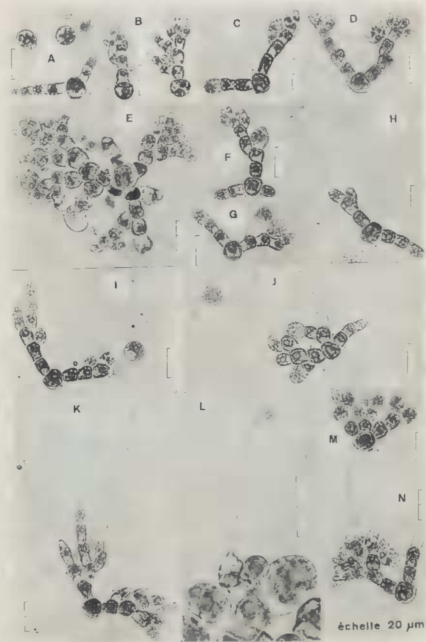
Les spermatocystes (de 3 à 5μm) sont généralement groupés par 2 ou 3 à l'extrémité de cellules-mères elles-mêmes regroupées en bouquets à l'extrémité des rameaux (Figures 2, O à R et 4, D à G).

La cytologie des gamétophytes est identique à la fois à celle des tétrasporophytes obtenus en culture et à celle du matériel sauvage. Les cellules contiennent un plaste unique de forme étoilée et pourvu d'un pyrénoïde central.

La fécondation a été observée (en conditions: JC, 10 à 20$\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$, 10°C) à de multiples occasions. Le zygote se développe en repoussant le trichogyne sur le côté; il devient moins coloré, se gonfle et se divise transversalement en formant deux cellules (Figure 2 S) primaires dont la terminale devient un carposporocyste tandis que la cellule basale produit ensuite d'autres carposporocystes (Figure 2 T). Les carposporocystes sont ovales de 7 x 10μm.

Fig. 3 - *Acrochaetium secundatum* (tétrasporophytes). - A et B: matériel sauvage origine de la souche n° 660. - C à G: matériel en culture. C à F: tétrasporophytes adultes portant des tétrasporocystes. - G: tétrasporocyste.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Les carpospores, lors de leur germination, ne se vident jamais de leur contenu. Elles donnent naissance au disque basal d'un nouveau tétrasporophyte.

DISCUSSION

Les résultats obtenus au cours de ce travail conduisent à des considérations sur le cycle de développement, la position systématique et l'écophysiologie de l' *Acrochaetium secundatum*.

En ce qui concerne le cycle de développement de cette espèce, il comprend, outre des tétrasporophytes qui semblent correspondre à l'état de l'algue telle qu'elle a été rencontrée jusqu'ici dans la nature, des gamétophytes indépendants naissant des tétraspores. Ce cycle est hétéromorphe, le gamétophyte étant constitué d'une base unicellulaire émettant des filaments dressés très peu nombreux, alors que le tétrasporophyte comporte un disque basal émettant un nombre limité de filaments dressés ramifiés. En outre, la formation d'un carposporophyte portant des carpospores fonctionnelles au cours de ce cycle montre que celui-ci est trigénétique et très vraisemblablement haplodiplophasique (bien que la taille très exiguë des noyaux n'ait pas permis d'y dénombrer les chromosomes).

En ce qui concerne la position systématique de cette espèce, ainsi qu'il a été dit dans l'introduction, les phycologues sont partagés. En fait, les deux espèces *secundatum* Lyngbye et *virgatulum* Harvey sont, d'après les descriptions originales (voir Lyngbye, 1819; Harvey, 1833), morphologiquement très proches l'une de l'autre. Elles présentent toutefois de légères différences dans la taille et le mode de ramification des thalles ainsi que dans les dimensions cellulaires, *virgatulum* étant des deux algues la plus ramifiée et la plus robuste. Les algologues, en attribuant plus ou moins d'importance à ces différences, ont été amenés soit à voir dans ces deux algues deux espèces distinctes, soit à les confondre sous un seul taxon.

Ainsi, Rosenvinge (1909, pp. 109-112, sous le nom de *Chantransia virgatula* f. *secundata)* et Hamel (1928, p. 150, sous le nom d' *Acrochaetium virgatulum* f. *secundatum)* l'ont considérée comme une forme d' *Acrochaetium virgatulum*. Woelkerling (1973, pp. 375-582, sous le nom de *Colaconema secundata)*, après l'examen des échantillons-types en herbier, ■ admis l'opinion précédente en donnant la priorité comme nom d'espèce à *secundata* sur *virgatula* (voir aussi Stegenga & Mol, 1980).

Par contre, Kylin (1944, p. 19, sous le nom de *Chantransia secundata*), Feldmann (1954, p. 68, sous le nom d' *Acrochaetium secundatum*), Dixon &

Fig. 4 - *Acrochaetium secundatum* (gamétophytes) en culture. - A: stades de la germination de tétraspores et un individu végétatif. - B à G: individus mâles portant des spermatocystes (à l'extrémité de cellules-mères) et monosporocystes. - H à K: individus femelles portant des carpogones et des monosporocystes. - L: détail d'un carpogone et des monosporocystes. - M: individu asexué portant des monosporocystes. - N: individu bisexué portant spermatocystes et carpogone.

Source : MNHN, Paris

Irvine (1977, pp. 114-115, sous le nom d' *Audouinella secundata*) et Kormann & Sahling (1977, p. 176, sous le nom d' *Acrochaetium secundatum*) ont préféré conserver à cette espèce un statut bien distinct de l' *Acrochaetium virgatulum*, tout en admettant que la détermination exacte de certains individus soit très difficile.

On doit remarquer que la controverse précédente n'a porté que sur les caractères morphologiques d'une seule des générations du cycle (le tétrasporophyte), alors qu'il est souhaitable de prendre en compte l'ensemble des caractères morphologiques que peut présenter une espèce. En fait, l' *Acrochaetium virgatulum* a été étudié en culture par Borsje (1973), qui a montré l'existence chez cette espèce de deux générations libres (un gamétophyte à base unicellulaire et un tétrasporophyte), mais malheureusement ce travail resté à l'état de résumé ne fournit aucune information suffisamment précise pour tenter d'approfondir la comparaison entre l' *A. virgatulum* et l' *A. secundatum* étudié ici. Il sera donc nécessaire d'étudier parallèlement les deux espèces en culture et jusque là nous préférons les considérer comme spécifiquement distinctes.

En ce qui concerne l'écophysiologie de l' *A. secundatum*, nos résultats montrent que les individus de cette espèce, sous la forme de gamétophytes et de tétrasporophytes, doivent durant toute l'année trouver à Roscoff des conditions favorables à leur croissance et à leur multiplication par le moyen de monospores. Toutefois, il semble plus indiqué de rechercher les individus de cette espèce porteurs d'organes reproducteurs (gamétocystes ou tétrasporocystes) entre janvier et mars, et surtout en février où les conditions (JC; température 10°C: cf. Latrouite & Raguenes, 1985) sont les plus favorables à la formation de ceux-ci.

Enfin, le développement complet obtenu sans difficulté en l'absence de toute autre espèce au cours des cultures est une preuve qu'il n'existe, au moins chez cette espèce, aucun rapport obligatoire entre l'hôte et l'épiphyte. On doit donc pouvoir rencontrer les deux générations libres, gamétophyte et tétrasporophyte, sur des algues-supports très diverses; rien que dans la région de Roscoff, Feldmann (1954, p. 68) en indique déjà un certain nombre sur lesquelles ont été rencontrés au moins les tétrasporophytes.

REMERCIEMENTS

Nous remercions très vivement M. le Professeur Francis Magne pour l'aide patiente et si aimable qu'il a bien voulu nous prodiguer au cours de l'expérimentation et de la rédaction de cet article.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

BORSJE, W.J., 1973 - The life history of *Acrochaetium virgatulum* (Harv.) J. Ag. in culture. *Brit. Phycol. J.* 8: 204-205 (Abst.).

DIXON P.S. & IRVINE L., 1977 - Seaweeds of the British Isles. Vol. 1. Rhodophyta. Part I. Introduction, Nemaliales, Gigartinales. *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Londres, xi-251 p.

FELDMANN J., 1954 - Inventaire de la flore marine de Roscoff. Algues, Champignons, Lichens et Spermatophytes. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, (suppl. 6), 152 p.

HAMEL G., 1928 - Floridées de France V. *Rev. Algol.* 3: 99-158.

HARVEY W.H., 1833 - Algae. II. Confervoideae. *In* W.J. HOOKER, (Ed.), *The English Flora of Sir James Edward Smith*, class 24, Cryptogamia vol. 5, Londres, pp. 322-401.

KORNMANN P. & SAHLING P.H., 1977 - Meeresalgen von Helgoland. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 29: 1-289.

KYLIN H., 1944 - Die Rhodophyceen der Schwedischen westküste. *Acta Univ. Lund.*, *N.F.* 40: 1-104.

LATROUITE D. & RAGUENES G., 1985 - Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff de 1971 à 1982. *Cah. Biol. Mar.* 26: 223-237.

LYNGBYE H.C., 1819 - *Tentamen Hydrophytologiae Danicae*, Copenhagen, 248 p.

MAGNE F., 1986 - Anomalies du développement chez *Antithamnionella sarniensis* (Rhodophyceae, Ceramiaceae). I: Formation et début du développement des tétraspores. *Cryptogamie Algol.* 7: 135-147.

PROVASOLI L., 1968 - Media and prospects for the cultivation of marine algae. *In* A. WATANABE & A. HATTORI (Eds.), *Cultures and collection of Algae*, Proc. U.S. - Japan Conf. Hakone, septembre 1966. Soc. Plant Physiol. pp. 63-75.

ROSENVINGE L.K., 1909 - The marine algae of Denmark. I. Rhodophyceae. I. *Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Skr. (Afd. 7. Raekke)*, 7: 1-151.

STEGENGA H. & MOL I., 1980 - De Acrochaetiaceae een roodwierenfamilie van de Nederlandse Kust. *Wet. Meded. K. ned. natuurh. Veren.*, 142: 1-30.

WOELKERLING W.J., 1973 - The *Audouinella* complex (Rhodophyta) in the western Sargasso Sea. *Rhodora* 75: 78-101.

Source : MNHN, Paris